

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.01048

山西省小麦苗期根系性状及抗旱特性分析

赵佳佳^{1,2,**} 乔玲^{2,**} 武棒棒² 葛川¹ 乔麟轶¹ 张树伟¹
闫素仙² 郑兴卫^{2,*} 郑军^{2,*}

¹ 山西农业大学有机旱作农业研究院 / 有机旱作山西省重点实验室, 山西太原 030006; ² 山西农业大学小麦研究所, 山西临汾 041000

摘要: 小麦苗期根系形态是成株期根系分布的基础, 与抗逆和产量密切相关, 全面认识苗期根系及抗旱特性, 对于抗旱优异种质的利用和早期筛选具有重要意义。采用 239 份山西省小麦品种(系)在土培条件下, 研究了苗期根系性状及对水分胁迫的响应。结果表明, 正常生长下山西小麦苗期根系性状多样性丰富, 地方种变异最大; 不同年代品种中, 除最大根长随年代略下降外, 其他性状均呈先升后降的趋势; 不同根系性状对水分胁迫响应存在差异, 总根长对水分最敏感, 其次为根表面积、根体积和根生物量, 最大根长和平均根数不敏感。苗期根系综合抗旱能力随年代呈先降后升的趋势, 地方种和 20 世纪 70 年代品种多为中抗, 80 和 90 年代的品种抗旱性较低, 2000 年以后审定品种的抗性较高, 其中旱地品种抗性最好。苗期根系抗旱特性与产量性状相关分析发现, 最大根长、总根长、根体积和根生物量与雨养条件下的千粒重和产量显著正相关, 最大根长和根生物量与成株期抗旱性也显著正相关。因此苗期最大根长和根生物量可作为半干旱地区旱地育种过程中抗旱性和产量的早期筛选指标。

关键词: 山西小麦; 苗期根系; 抗旱特性; 演变趋势

Seedling root characteristics and drought resistance of wheat in Shanxi province

ZHAO Jia-Jia^{1,2,**}, QIAO Ling^{2,**}, WU Bang-Bang², GE Chuan¹, QIAO Lin-Yi¹, ZHANG Shu-Wei¹, YAN Su-Xian², ZHENG Xing-Wei^{2,*}, and ZHENG Jun^{2,*}

¹ Academy of Organic Dry Farming Agricultural Research, Shanxi Agriculture University, the Key Laboratory of Organic Dry Farming of Shanxi Province, Taiyuan 030006, Shanxi, China; ² Institute of Wheat Research, Shanxi Agriculture University, Linfen 041000, Shanxi, China

Abstract: Wheat root morphology at the seedling stage is the basis of root distribution at the adult stage. It is closely related to stress resistance and yield. A comprehensive understanding of the root system characteristics at seedling stage and drought resistance is of great significance for the excellent germplasm utilization and early screening of drought resistance. Using 239 wheat varieties (lines) from Shanxi province, the root traits at seedling stage and their response to water stress were evaluated. The results showed that under normal growth, Shanxi wheat had a great variation in root traits at seedling stage, with the greatest variation in landraces. The maximum root length (MRL) tended to decrease slightly with the years, while other root traits were first increased and then decreased. There were differences among the root traits in response to water stress. The total root length (TRL) is the most sensitive to water, followed by root surface area (RSA), root volume (RV) and root biomass. The maximum root length (MRL) and the average number of roots (RN) were insensitive. The drought resistance of seedling roots showed a trend of decreasing first and then increasing with the years. Landraces and varieties released from 1970 to 1979 had moderately resistance to water stress, varieties released from 1980 to 1999 had lower drought resistance, and varieties released after 2000 had the better

本研究由有机旱作山西省重点实验室开放基金项目(201805D111015-2), 山西省自然科学基金项目(201901D211567), 山西省农业科学院科技创新项目(YCX2018413)和山西省重点研发计划项目(201803D421021)资助。

This study was supported by the Key Laboratory of Organic Dry Farming of Shanxi Province (201805D111015-2), the Natural Science Foundation of Shanxi Province (201901D211567), the Agricultural Science and Technology Project (YCX2018413), and the Shanxi Province Key Research and Development Program (201803D421021).

* 通信作者(Corresponding authors): 郑军, E-mail: sxnkzyj@126.com; 郑兴卫, E-mail: smilezxw@126.com

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 赵佳佳, E-mail: jjzh1990@163.com

Received (收稿日期): 2020-06-08; Accepted (接受日期): 2020-09-13; Published online (网络出版日期): 2020-09-25.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200925.1646.004.html>

resistance, of which the dryland varieties were the best resistance. Correlation analysis of the seedling root characteristics and yield related traits suggested that the maximum root length, total root length, root volume and root biomass were significantly positively correlated with 1000-kernel weight and yield under rain-fed conditions, and the maximum root length and root biomass were also significantly positively correlated with adult plant drought resistance. The present study suggests that the maximum root length and root biomass at the seedling stage can be used as early generation selection parameters for drought resistance and yield in dryland breeding in semi-arid areas.

Keywords: Shanxi wheat; seedling root system; drought resistance characteristics; evolution trend.

根系具有固着植物、吸收、贮藏、运输水分和营养物质的功能。对于小麦而言, 根系形态和性能直接影响地上部分的生长、发育和产量表现, 是小麦具有节水、抗倒、耐热、落黄等良好特性的根本所在^[1-3]。成株期根系发育易受到土壤和栽培措施影响, 常规取样破坏性大、工程复杂, 使得表型调查难以高效实施。目前, 小麦根系形态的研究方法主要有挖掘法、塑管土柱法、网袋法、根室观察法、三维坐标容器法、同位素示踪法和微根管系统等^[3-4]。这些方法虽能直接或间接反映成株期根系生长状态, 但极少用于大规模群体取样, 导致小麦遗传改良研究主要关注在地上部分的重要农艺性状方面, 对“隐藏的另一半”——根系的研究相对欠缺。因此, 寻找准确、便捷的根系形态检测方法一直倍受重视。

小麦初生根是指种子萌发出 1 条胚根和另外 4~6 条种子根, 对根系建成和后期生长发育具有重要作用^[5-7]。早期研究已证实发育良好的初生根有助于促进次生根的建成^[8], 苗期根系形态可有效指示成株期的根群分布及特点^[9-11]。此外, 初生根数量和活力对小麦产量也具有重要贡献, Xie 等^[12]发现苗期总根长和初生根数目与穗粒数、千粒重和地上生物量正相关; 初生根发育的深层根系可利用深土层储水, 直接关系到成株期抗旱性和产量^[13-14]。An 等^[15]和 Fan 等^[16]发现控制苗期根系的 QTL 同时调控营养吸收和抗逆; 且有些调控苗期根系生长的基因在干旱胁迫下高表达^[5]。可见苗期根系发育与小麦的抗逆和产量密切相关。目前苗期根系性状调查常采用营养液法、凝胶室法、纸培法、砂培法和土培法等^[17-21]。这些方法误差小、操作简便、通量高、损伤小, 取样后结合图像分析, 可完成对苗期根系形态的快速检测。肖永贵等^[22]研究了骨干亲本‘京 411’及 14 个衍生品种的苗期根系, 发现衍生品种的最大根长和根系生物量较京 411 显著改良; 景蕊莲等^[23]对 35 个不同栽培类型的小麦品种(系)苗期根系与抗旱性关系研究, 发现中间型根系的品种反复干旱处理后存活率高, 抗旱性强; 马富举等^[24]利用 2 个耐旱性不同的品种, 发现干旱胁迫下苗期根系通过较

高的生物量和根长增加对水分的吸收; Dhanda 等^[25]利用 30 个品种探讨了早期抗旱评价指标, 认为根长和根冠比可作为预测耐旱的性状指标。用遗传群体研究苗期根系也有报道, Landjeva 等^[26]利用重组自交系群体检测根系性状与抗旱性的关系, 认为根长可作为苗期抗旱的指标; 周晓果等^[27]利用双单倍体群体发现苗期根数和根干重与抗旱性显著相关。可见, 小麦苗期根系与抗旱性高度相关已受到普遍认可。我国西南、西北、黄土高原和长江中下游等麦区的小麦根系研究也有报道^[28-31], 但大多通过遗传群体和个别品种进行, 并未建立起可用于抗旱育种的苗期筛选指标。因此, 系统研究干旱胁迫下苗期根系的形态特征和生理功能亟待进行。

山西省小麦种植历史悠久, 目前出土距今已有 3000 多年的小麦籽粒, 相同年代的面饼也有发现^[32]。山西地理位置独特, 位于黄土高原东部, 属温带季风性气候, 北邻内蒙古草原, 南接中原腹地, 东依太行, 西界黄河, 外缘有山脉环绕, 不受海风气候的影响; 由于内蒙古冬季冷气团形成的大陆性季风性气候, 自南向北温差较大。全省年降水量在 400~650 mm, 小麦种植区域为典型的半干旱地区, 使得山西小麦历来以抗旱闻名全国, 如晋麦 33、长 6878 和晋麦 47 等品种被选为国家旱地小麦区试对照品种, 其中晋麦 47 从 20 世纪 90 年代至今一直作为黄淮北片旱地、山西南部旱地和陕西渭北旱地区试对照^[33]。以山西省地方种和不同年代育成品种为材料探究半干旱地区的小麦苗期根系及抗旱特性具有较强的代表性。本文系统研究了山西省小麦品种(系)苗期根系性状及其对干旱胁迫响应, 鉴选出抗旱性评价的根系指标, 研究结果有助于半干旱地区小麦抗旱遗传改良。

1 材料与方法

1.1 试验材料

山西省小麦品种(系)共 239 份, 包括建国以来山西省育成品种 198 份, 占审定品种总数的 90%, 其中旱地品种 96 个, 水地品种 102 个; 地方农家种 41

份, 为中国小麦核心种质中来源于山西省的地方种, 材料信息见附表 1。育成品种来源于各育种单位和本课题保存, 地方种为中国农业科学院作物科学研究所郝晨阳副研究员提供。

所有材料于 2017—2018 年度和 2018—2019 年度种植于小麦研究所试验基地(山西省临汾市 36°2'N, 111°18'E), 10 月中旬播种, 翌年 6 月中旬收获。每个材料播种 2 行, 行长 1.5 m, 每行 30 粒。设旱地和水地 2 种生长条件, 旱地为雨养条件(生育期平均降雨量约为 194 mm, 图 1); 水地于越冬期、拔节期和灌浆期地下水灌溉, 灌溉量均为 700 m³ hm⁻²(70 mm)。成熟后各品种随机选取 5 株, 测量株高、小穗数、穗粒数和千粒重等性状。2 个生育期内自然降水和常年相近, 未发生极端天气和严重自然灾害, 小麦生长情况良好。

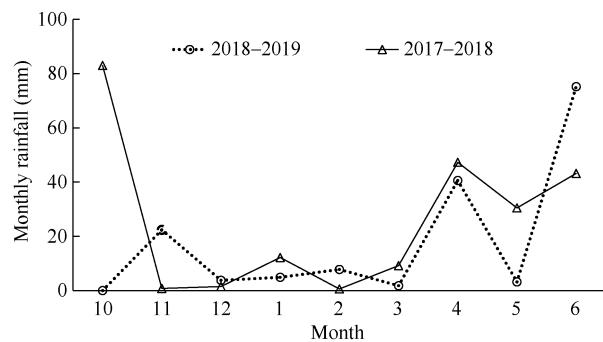


图 1 小麦生育期的月降雨量

Fig. 1 Monthly rainfall of two years during whole growth stage in wheat

1.2 苗期培养及干旱胁迫处理

挑选籽粒饱满均一、无病虫害的种子, 腹沟朝下均匀的摆放在培养皿中, 用蒸馏水浸泡吸胀萌发; 种子露白后, 选取 6 粒萌发程度一致的种子, 点播在含有蛭石和 100 mL 水的培养杯中(直径为 7 cm, 高 8 cm), 于光强为 500 μmol m⁻² s⁻¹, 湿度为 70%, 光温周期为 20 h/16 h/8 h 的人工气候室培养。设正常水分和 19.2% PEG-6000 (polyethylene glycol, PEG) 模拟干旱胁迫 2 种方式, 各设 3 次重复, 共 6 个处理。每天相同时间点播 1 个处理的材料(239 份), 各处理出苗 7 d 后进行正常补水/胁迫处理; 继续生长 4 d 后从土壤中收集根系完整的植株, 清洗后, 分别测定根系形态。

1.3 根部性状测定

根状扫描仪(Microtek Scanmakeri 800 plus)扫描幼苗根部图片, 根数(average number of roots, RN)、

总根长(total root length, TRL)、根表面积(root surface area, RSA) 和 根 体 积 (root volume, RV) 采 用 Win-RHIZO 系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada) 测量获得, ImageJ 软件测量最大根长(MRL), 每个品种测定 5 株。幼苗自根茎相接处分开, 称量地上部和地下部鲜重(shoot fresh weight, SFW 和 root fresh weight, RFW), 再分别放在烘箱 105 °C 杀青 20 min, 70 °C 烘干至恒重后, 称量地上部和地下部干重(shoot dry weight, SDW 和 root dry weight, RDW), 计算根冠比(root/shoot ratio, RSR) 和 地 上、地 下 含 水 量 (water content of shoot, SWC 和 water content of root, RWC), 每个品种测定 5 株取平均值。

露点渗透压仪(Wescor 5600, 美国)测定叶片及根部的渗透摩尔浓度, 按照公式 $w = -ic \times R \times T$ 计算渗透势, R 是气体常数, 通常取值为 0.008314; T 为凯氏温度, $T = 273 + t$, t 为室温(摄氏度); ic 是被测样品的渗透摩尔浓度(mmol kg^{-1})。

1.4 抗旱性评价方法

参照文献^[34]计算抗旱系数(drought-tolerance coefficient, DTC)、隶属函数、综合抗旱评价值(D)等指标, 抗旱系数为处理与对照的相对值, 公式为:

$$DTC_i = X_i(k)/CX_i(k)$$

式中, $X_i(k)$ 和 $CX_i(k)$ 分别表示处理和对照性状测定值。

对所有性状 DTC 进行主成分分析, 再计算其隶属函数值 $U(X_j)$, 公式为:

$$U(X_j) = [CI_j - CI_{\min}]/[CI_{\max} - CI_{\min}]$$

式中, $U(X_j)$ 表示第 j 个主成分的隶属函数值, CI_{\min} 表示所有材料该主成分最小值, CI_{\max} 表示所有材料该主成分的最大值。

各综合指标权重 W_j :

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j \quad (j = 1, 2, \dots, n)$$

式中, W_j 表示第 j 个主成分在所有主成分中的重要程度, P_j 表示各材料第 j 个综合指标贡献率, n 为主成分数量。

D_j 为综合抗旱能力评价值, D_j 越高, 表示该材料的综合抗旱能力越大。

$$D_j = \sum_{j=1}^n U(X_j) W_j \quad (j = 1, 2, \dots, n)$$

为了综合考虑苗期根系特性, 对根系性状进行归一化处理, 与性状相对抗旱系数结合评价苗期的抗旱性。

$$X'_i(k) = [X_i(k) - X_{\min}]/[X_{\max} - X_{\min}]$$

$$DTC'_i = X'_i(k) DTC_i$$

$X'_i(k)$ 为数据归一化处理结果, DTC'_i 为苗期根系抗旱特征值。

1.5 数据分析

用 Microsoft Excel 2010 软件对数据进行常规统计分析, SPSS 24.0 软件进行方差、相关性和主成分分析。

2 结果与分析

2.1 小麦苗期根系性状变异

正常水分条件下, 山西小麦苗期根部性状总体变异幅度较大, 除地上和地下含水量(SWC 和 RWC)的变异系数较小外, 其他性状均在 11%以上, 其中总根长(TRL)、根系表面积(RSA)、根体积(RV)和根干、鲜重(RFW, RDW)等性状变异系数在 17%以上, 说明山西小麦苗期根系表型丰富, 品种间根系性状差异明显(图 2-A 和表 1)。品种类型中以育成品种的根系性状值较大, 除旱地品种地上干、鲜量(SFW, SDW)变异系数较大外, 其他性状均以地方种变异丰富; 育成品种中旱地品种根系变异丰富, 但水地品种根系性状值较大。

2.2 干旱胁迫下根系性状变异

PEG 处理抑制了苗期根系生长, 有些品种敏感, 胁迫前后根系差异大, 如长麦 6973; 有些品种胁迫前后根系差异小, 如运旱 21-30 (图 2-B)。胁迫条件下苗期根系形态性状整体受到抑制, 其中 TRL 的降幅最大, 为 33.94%~39.37%, 其余依次为 RSA、RV、

最大根长(TRL)、RFW 和 RN (表 2); 各性状变异系数变小, 表明缺水条件下根系形态性状变异性低。采用抗旱系数(DTC)分析不同性状的相对抗性表明, 山西小麦苗期根系性状的 DTC 变异丰富(图 3), 不同性状对胁迫的响应存在差异, 总根长的抗旱系数大值为 1.5; 除根冠比外, 其他性状的抗旱系数也较低, 多分布在 1.0 以下。胁迫下根系生物量(RFW 和

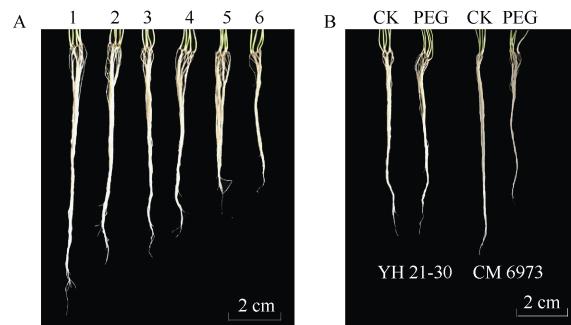


图 2 山西小麦苗期根部性状表型

Fig. 2 Root traits of wheat at seedling stage in Shanxi province
A: 正常条件下小麦苗期根系多样性。1: 晋春 16; 2: 玉兰麦; 3: 晋麦 79; 4: 临优 145; 5: 晋麦 73; 6: 晋麦 86。B: 正常(CK)和胁迫(PEG)处理下苗期根系表型, YH 21-30: 运旱 21-30; CM 6973: 长麦 6973。

A: diversity of seedling root with five plants under control in wheat; 1: Jinchun 16; 2: Yulanmai; 3: Jinmai 79; 4: Linyou 145; 5: Jinmai 73; 6: Jinmai 86. B: difference of root traits at seedling stage between control and drought stress. YH 21-30: Yunhan 21-30; CM 6973: Changmai 6973.

表 1 正常水分条件下山西苗期小麦根部性状分析

Table 1 Analysis of root traits at seedling stage in Shanxi province under normal condition in wheat

性状 Trait	地方种 Landrace			旱地品种 Dryland cultivar			水地品种 Irrigated cultivar		
	变幅 Range	均值 Mean	变异系数 CV (%)	变幅 Range	均值 Mean	变异系数 CV (%)	变幅 Range	均值 Mean	变异系数 CV (%)
最大根长 MRL (cm)	13.42~25.10	17.99±0.40	14.10	11.50~22.33	16.95±0.24	13.77	11.75~22.77	17.27±0.24	14.21
总长度 TRL (cm)	48.85~194.20	114.75±6.31	35.24	45.45~219.74	123.66±3.56	28.03	58.79~250.98	135.79±3.81	28.45
表面积 RSA (cm ²)	5.82~20.97	11.67±0.51	27.79	6.59~23.35	13.79±0.34	23.95	7.76~21.46	14.73±0.29	19.92
体积 RV (cm ³)	0.06~0.27	0.125±0.006	29.14	0.08~0.31	0.16±0.005	27.07	0.09~0.29	0.17±0.004	21.01
平均根数 RN	3.00~5.67	4.71±0.09	12.89	3.00~7.33	5.35±0.07	13.01	3.33~7.00	5.26±0.06	11.38
地上鲜重 SFW (g)	0.07~0.16	0.11±0.003	17.86	0.09~0.19	0.136±0.002	16.68	0.09~0.20	0.135±0.002	14.93
地上干重 SDW (g)	0.01~0.02	0.013±0.0004	20.31	0.01~0.03	0.018±0.0003	17.92	0.01~0.02	0.018±0.0003	14.75
根鲜重 RFW (g)	0.06~0.14	0.099±0.003	19.94	0.08~0.20	0.124±0.003	21.30	0.08~0.19	0.132±0.0025	19.04
根干重 RDW (g)	0.005~0.012	0.008±0.0002	18.89	0.01~0.02	0.011±0.0003	22.11	0.01~0.02	0.011±0.0002	17.28
鲜根冠比 FRSR	0.56~1.24	0.90±0.023	16.36	0.48~1.37	0.92±0.018	19.24	0.54~1.45	0.99±0.017	17.41
干根冠比 DRSR	0.39~0.92	0.64±0.017	16.66	0.37~0.92	0.62±0.012	18.82	0.37~1.01	0.65±0.011	17.76
地上含水量 SWC	0.86~0.90	0.88±0.001	0.98	0.84~0.90	0.87±0.001	1.29	0.84~0.89	0.87±0.001	1.17
地下含水量 RWC	0.9~0.93	0.92±0.001	0.89	0.89~0.94	0.91±0.001	1.14	0.89~0.93	0.91±0.001	0.93

MRL: maximum root length; TRL: total root length; RSA: root surface-area; RV: root volume; RN: root number; SFW: shoot fresh weight; SDW: shoot dry weight; RFW: root fresh weight; RDW: root dry weight; FRSR: fresh root/shoot ratio; DRSR: dry root/shoot ratio; SWC: water content of shoot; RWC: water content of root; CV: coefficient of variation.

表 2 PEG 胁迫处理下根部性状分析
Table 2 Analysis on seedling root traits under drought treatment in wheat

性状 Trait	地方种 Landrace				旱地品种 Dryland cultivar				水地品种 Irrigated cultivar			
	变幅 Range	平均值 Mean	变异系数 CV (%)	降幅 Decreased (%)	变幅 Range	平均值 Mean	变异系数 CV (%)	降幅 Decreased (%)	变幅 Range	平均值 Mean	变异系数 CV (%)	降幅 Decreased (%)
MRL (cm)	11.68~20.21	14.79±0.26	11.15	17.85	11.64~21.95	15.61±0.17	11.03	7.92	10.89~19.60	15.71±0.17	11.24	9.04
TRL (cm)	43.91~116.33	69.57±2.53	23.29	39.37	25.28~142.03	81.69±2.10	25.17	33.94	42.82~132.88	82.38±2.04	25.02	39.33
RSA (cm ²)	5.32~13.15	8.74±0.28	20.71	25.12	4.42~19.33	10.62±0.24	22.19	22.95	6.01~16.07	10.56±0.21	20.13	28.33
RV (cm ³)	0.06~0.19	0.108±0.005	29.07	13.45	0.07~0.31	0.138±0.004	28.35	16.05	0.08~0.24	0.137±0.003	24.85	21.37
RN	3.33~5.67	4.64±0.09	12.45	1.51	3.00~7.00	5.10±0.06	11.64	4.55	3.00~6.67	5.09±0.06	12.31	3.23
SFW (g)	0.03~0.113	0.061±0.003	31.74	45.14	0.027~0.162	0.087±0.003	29.69	36.16	0.026~0.180	0.087±0.002	25.56	35.83
SDW (g)	0.004~0.015	0.009±0.0004	30.68	31.25	0.007~0.024	0.0144±0.0003	22.64	19.10	0.007~0.025	0.014±0.001	18.89	18.64
RFW (g)	0.042~0.127	0.085±0.003	22.93	14.23	0.042~0.186	0.101±0.002	23.04	18.87	0.056~0.154	0.101±0.002	18.78	23.72
RDW (g)	0.004~0.014	0.007±0.0003	23.69	2.41	0.006~0.018	0.010±0.0002	19.64	0.91	0.007~0.16	0.010±0.0002	16.30	5.26
FRSR	0.95~2.11	1.44±0.04	17.55	-60.06	0.81~2.75	1.227±0.037	29.90	-33.06	0.68~3.13	1.22±0.032	27.02	-23.34
DRSR	0.70~1.52	0.97±0.02	16.05	-51.95	0.58~1.23	0.77±0.01	13.54	-25.21	0.59~1.30	0.767±0.012	15.56	-17.96
SWC	0.82~0.90	0.850±0.003	2.09	3.45	0.73~0.88	0.83±0.003	3.23	4.69	0.695~0.875	0.83±0.003	3.22	4.49
RWC	0.88~0.92	0.902±0.001	0.92	1.75	0.86~0.92	0.890±0.001	1.15	2.45	0.873~0.918	0.89±0.001	1.32	2.39

缩写同表 1。Abbreviations the same as those in Table 1.

RDW)和地上生物量(SFW 和 SDW)均降低, 但 SFW 和 SDW 降幅大, 根冠比(FRSR 和 DRSR)增大, 抗旱系数分布在 1.0~1.5 之间, 表明干旱胁迫对地上部的抑制作用大于根系。整体而言, TRL、RSR、SFW 和 SDW 对水分胁迫最敏感, 其次为 RSA、RV、RFW 和 RDW, MRL 和 RN 对水分敏感性低(表 2 和图 3)。

地方种地上部受抑制程度大于育成品种, 地上鲜、干重的抗旱系数(DTC_{SFW} 和 DTC_{SDW})小, 根系生物量和根冠比的抗旱系数(DTC_{RFW} 、 DTC_{RDW} 和 DTC_{FRSR} 、 DTC_{DRSR})则表现为地方种大于育成品种; 胁迫下旱地品种的 TRL、MRL、RSA 和 RDW 降幅较小, 抗旱系数除 DTC_{RN} 外, 其他性状的 DTC 以旱地品种最大, 地方种和水地品种较小。整体而言, 旱地品种根系对干旱胁迫的敏感性低(表 2 和图 3)。

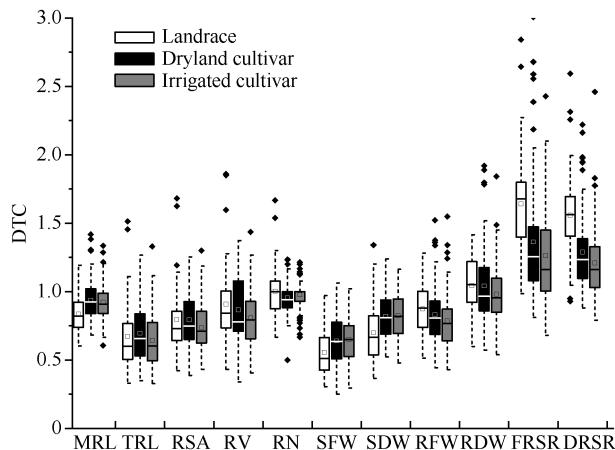


图 3 山西小麦苗期根系性状的抗旱系数

Fig. 3 DTC (drought-tolerance coefficient) of root traits at seedling stage of wheat in Shanxi province

2.3 小麦苗期根系性状演变趋势

对农艺性状演变趋势分析, 可以归纳出品种适应自然和人工选择的规律。山西小麦苗期根系性状随年代变化有 3 种趋势, 其中 MRL 随年代略降, 以地方种最高; TRL、RSA、RV、RN 及 RFW、RDW 呈先增后降趋势, 以 20 世纪 80 和 90 年代品种最大; FRSR 和 DRSR 随年代变化不明显(图 4)。各性状抗旱系数随年代变化趋势与根系性状演变不同, DTC_{MRL} 和 DTC_{RDW} 随年代缓慢增大; DTC_{TRL} 、 DTC_{RSA} 、 DTC_{RV} 、 DTC_{RFW} 、 DTC_{RFW} 和 DTC_{RDW} 先降后增。整体上随着人工选择与品种改良, 地方种到育成品种根系性状先增后降, 80、90 年代根系性状最大, 90 年代之后随着育种水平的提高, 抗旱能力不断提高。

2.4 苗期抗旱性综合评价

抗旱性受多因素控制, 利用单一指标鉴定品种抗旱性存在局限性, 将较多指标转换为综合抗旱 D 值评价抗旱性已得到认可。山西小麦苗期 D 值变化范围为 0.273~0.803, 可分为高抗($D \geq 0.611$)、中抗($0.566 \leq D < 0.611$)、一般($0.477 \leq D < 0.566$)、较敏感($0.432 \leq D < 0.477$)和敏感($D < 0.432$) 5 级。各级材料份数依次为 38、36、80、46 和 39 份, 分别占总数的 15.89%、15.06%、33.47%、19.25% 和 16.32%。高抗品种包括: 长麦 6135、晋麦 88、长 6878 和运旱 21-30 等旱地品种 20 份, 长 6452、临优 2018、晋太 114 和晋麦 74 等水地品种 11 份, 以及白秃麦、齐穗麦和绛州红等地方种 7 份。

各年代均以旱地品种的 D 值较高, 抗旱性最好, 20 世纪 80 和 90 年代的品种抗旱能力变弱, 大多为一般和较敏感类型, 地方种和 20 世纪 70 年代的品种抗性一般, 2000 年以后审定品种的抗旱性整体表现较好, D 值主要分布在中抗和高抗之间(图 5), 表明随着育种水平的不断提高, 根系抵抗旱胁迫的能力增强, 能更好的适应缺水环境。

2.5 渗透势监测

干旱环境下, 保持良好的水分状态是植物抗旱的主要方式, 监测胁迫前后渗透势变化可有效反映出植株在干旱条件下的渗透调节能力^[35-36]。依据苗期 D 值分级, 随机选取抗旱型和敏感型的小麦品种各 5 份, 测定正常和胁迫下叶片和根系渗透势, 其中晋麦 88、晋麦 82、晋麦 83、运旱 21-30 和晋麦 90 等品种抗性好, 晋春 16、晋春 14、运旱 20410、长麦 5973 和玉兰麦等抗性较差。与正常生长相比, 干旱胁迫下各品种的叶片和根系渗透势均降低, 根系的降幅较叶片小; 抗旱性好的品种根系和叶片的渗透势下降程度大于抗旱性弱的品种, 渗透调节能力较强(图 6)。此外, 胁迫处理下根系与叶片的渗透势差增大, 地上部分对干旱胁迫较根系更敏感。

2.6 苗期根系与产量性状的关系

评价粮食作物抗旱性要兼顾丰产性, 通过水旱地产量性状计算抗旱系数求得成株期 D 值。苗期根系性状抗旱特性与成株期产量相关性分析表明, 苗期 DTC'_{MRL} 、 DTC'_{SFW} 、 DTC'_{SDW} 、 DTC'_{RFW} 和 DTC'_{RDW} 与成株期 D 值显著正相关, 其中 DTC'_{SDW} 和 DTC'_{RDW} 与成株期 D 值极显著相关, DTC'_{RN} 与成株期 D 值显著负相关(表 3)。 DTC'_{MRL} 与雨养条件下千

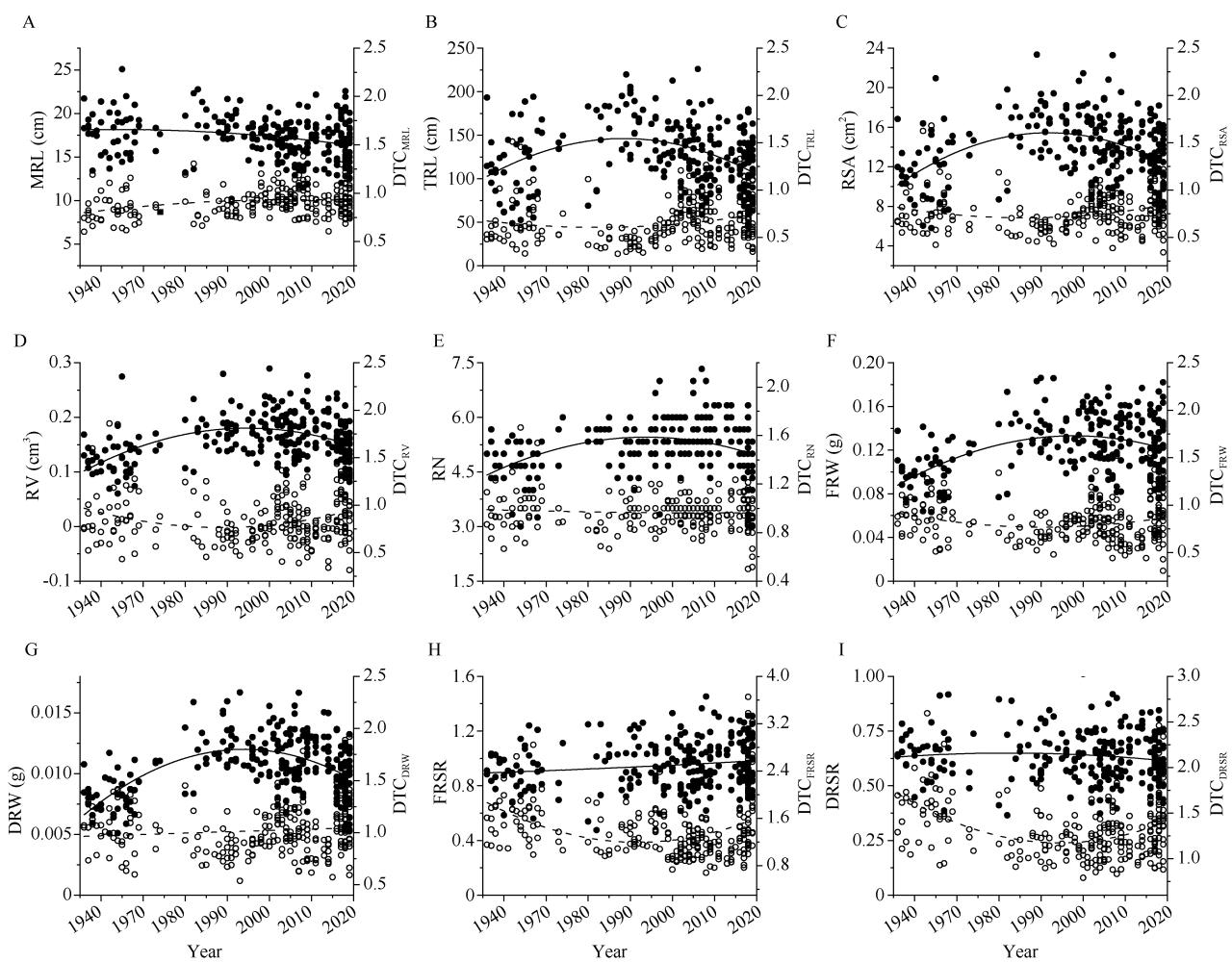


图 4 山西小麦苗期根部性状特征演化

Fig. 4 Evolution of seedling root traits of wheat in Shanxi province

缩略同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1.

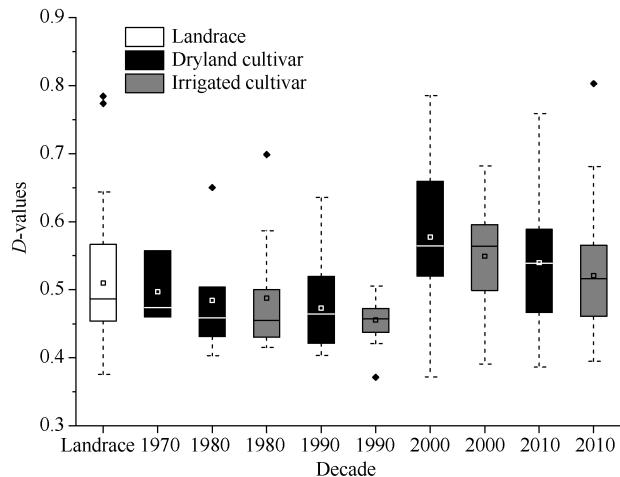


图 5 山西小麦苗期根系抗旱性鉴定

Fig. 5 Drought-tolerance evaluation of wheat root at seedling stage in Shanxi province

粒重和产量显著正相关,与灌溉下穗粒数显著负相

关; DTC'_{TRL} 、 DTC'_{RSA} 、 DTC'_{RV} 、 DTC'_{RFW} 和 DTC'_{RDW} 均与雨养和灌溉条件下千粒重显著相关,仅与雨养条件下产量显著相关(表 3)。说明苗期根系性状抗旱性与雨养条件下产量性状的相关性较高,可以将苗期最大根长和根生物量作为旱地育种工作中筛选产量和抗旱性的指标。

3 讨论

3.1 苗期根系性状与抗旱性密切相关

根系是作物吸收水分和养分的主要器官,形态特征直接影响水分的吸收和利用。苗期根系遗传力高,受环境影响较小,正常生长条件下可以反映成株期根系形态和根群分布,与成株期抗旱性息息相关^[5,9-13]。玉米的苗期根长、根重和根系水导等与抗旱性极显著相关,可作为生产中筛选抗旱品种的指标^[37]。王贺正等^[38]证明水稻根长也可作为苗期抗旱

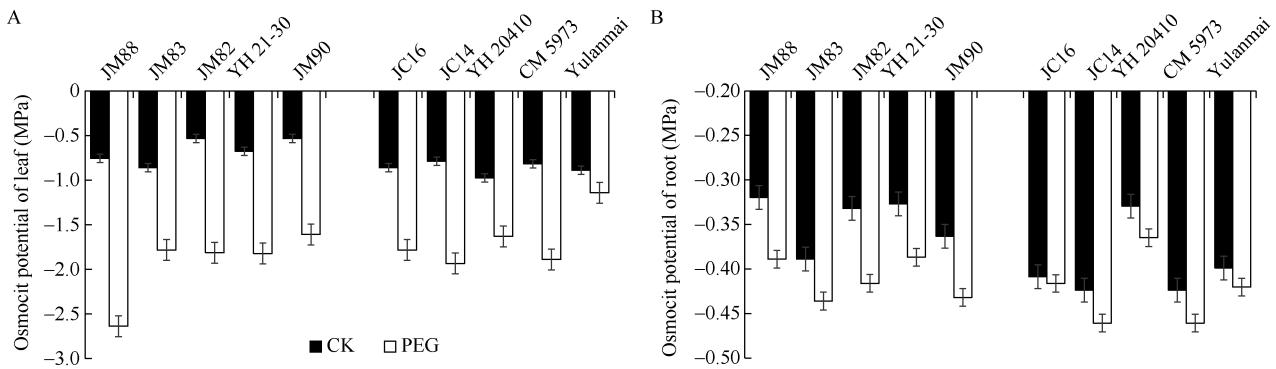


图 6 干旱胁迫下小麦幼苗渗透势

Fig. 6 Osmotic potential of wheat seedling under drought treatments

A: 叶片渗透势; B: 根系渗透势。JM88: 晋麦 88; JM83: 晋麦 83; JM82: 晋麦 82; YH 21-30: 运旱 21-30; JM90: 晋麦 90; JC16: 晋春 16; JC14: 晋春 14; YH 20410: 运旱 20410; CM 5973: 长麦 5973; Yulanmai: 玉兰麦。

A: osmotic potential of leaf; B: osmotic potential of root. JM88: Jinmai 88; JM83: Jinmai 83; JM82: Jinmai 82; YH 21-30: Yunhan 21-30; JM90: Jinmai 90; JC16: Jinchun 16; JC14: Jinchun 14; YH 20410: Yunhan 20410; CM 5973: Changmai 5973.

表 3 苗期根部性状抗旱性与产量相关性分析

Table 3 Correlation analysis between seedling root traits and yield-related traits

DTC _i	成株期 D 值 D-value at adult stage	雨养 Rain-fed						灌溉 Well-watered					
		株高 PH	小穗数 SNPP	穗粒数 GNPS	有效 分蘖 EPT	千粒重 TKW	单株 产量 YPP	株高 PH	小穗数 SNPP	穗粒数 GNPS	有效 分蘖 EPT	千粒重 TKW	单株产量 YPP
MRL	0.193*	0.025	-0.043	-0.043	0.186	0.186*	0.189*	-0.084	-0.111	-0.163*	0.079	0.111	-0.093
TRL	0.195	-0.059	0.011	-0.046	0.098	0.181*	0.167*	-0.089	-0.024	-0.119	0.049	0.170*	-0.016
RSA	0.114	-0.031	0.071	-0.004	0.112	0.225**	0.116	-0.034	0.029	-0.111	0.043	0.206**	0.011
RV	0.086	-0.004	0.120	0.068	0.112	0.201*	0.190*	0.038	0.097	-0.052	0.024	0.190*	0.056
RN	-0.175*	-0.183*	0.131	0.140	-0.051	-0.075	0.064	-0.063	0.022	0.006	0.128	0.048	0.032
SFW	0.172*	0.009	0.076	-0.008	0.182	0.162*	0.078	-0.045	-0.008	-0.123	0.090	0.112	-0.043
SDW	0.207**	0.026	0.006	-0.008	0.236	0.229**	0.112	-0.032	-0.056	-0.124	0.071	0.141	-0.030
RFW	0.175*	0.004	0.059	0.059	0.189	0.239**	0.179*	0.012	-0.019	-0.117	0.089	0.164*	-0.017
RDW	0.184*	0.020	0.108	0.019	0.154	0.346**	0.198*	-0.004	0.019	-0.079	0.072	0.277**	0.082
FRSR	0.054	-0.007	-0.052	-0.016	-0.010	0.061	0.022	0.082	-0.022	-0.008	-0.019	-0.002	-0.011
DRSR	-0.045	-0.039	0.147	-0.019	-0.136	0.114	0.045	0.049	0.108	-0.007	0.002	0.147	0.071
SWLR	-0.050	0.004	0.187*	0.042	-0.009	-0.054	0.008	0.018	0.115	-0.045	0.061	0.014	-0.027
RWLR	0.131	-0.025	-0.025	0.012	0.093	-0.060	-0.017	-0.022	-0.058	-0.134	0.061	-0.160*	-0.210**

**与*分别表示在 0.01 和 0.05 水平差异显著。缩写同表 1。

** and * indicate different significances at the 0.01 and 0.05 probability levels, respectively. Abbreviations in the first column are the same as those in Table 2. PH: plant weight; GNPS: grain number per spike; SNPP: spikelet number per spike; EPT: effective plant tiller; TKW: 1000-kernel weight; YPP: yield per plant. Abbreviations the same as those in Table 1.

性的形态指标; 旱育秧苗一直强化育根, 苗期壮根可保证生育后期单位株高干物质重^[39], 因此, 研究旱胁迫下苗期根系的形态特征和生理功能是揭示种质抗旱性的有效方法。小麦是干旱与半干旱地区的主要作物, 发达的早期根系有利于干旱环境下水分和养分的吸收^[5]。Dhanda 等^[26]发现小麦幼苗干旱胁迫下, 根长、根冠比和膜渗透性表现出较大变异和较高遗传力, 可用于预测植株的耐旱性。本文利用

PEG 模拟旱胁迫探索小麦苗期根系性状的响应, 发现总根长(TRL)、根冠比(FRSR 和 DRSR)和地上部生物量(SFW 和 SDW)对水分胁迫敏感, 其次为根表面积(RSA)、根体积(RV)和根生物量(RFW 和 RDW), 最大根长(MRL)和平均根数(RN)对水分胁迫敏感性较低。目前本文考察了不同品种根系对水分胁迫的形态响应, 后期将从遗传途径和吸水效率进行研究, 挖掘调控根系性状的显著位点, 进一步解析小麦根

系抗旱特性的机理。

3.2 苗期根系形态影响产量性状

苗期初生根在整个生育期均发挥重要作用, 形成的深层根系在干旱环境下能有效利用深土层养分和水分^[13,40], 进而影响产量性状。半干旱地区小麦苗期多处于干旱少雨的秋冬季节^[41], 土壤下层充足的水分能保障初生根的生长, 水分不足则会减少次生根的生成, 影响根系分布。此外, 苗期根系活力直接关系到成株期地上部的生长发育^[5-6,42], 这是小麦苗期的根系形态建成对产量贡献的关键^[43]。目前苗期主要用反复干旱存活率或 PEG 模拟胁迫法鉴定种质的抗旱性, 这类方法能体现苗期生理上抗旱性, 也是苗期高抗品种含有水地品种的原因。在农业生产中, 作物抗旱性的评价一般以稳产为前提, 牺牲产量提高存活力的种质是不可取的, 人为设定的成株期抗旱性评价指标往往重点关注产量。李龙等^[44]发现‘晋麦 47’等旱地高产稳产品种的苗期抗旱性一般, 得出苗期抗旱性与成株期抗旱性不相关结论, 可能是苗期反复干旱法仅考虑了胁迫下存活率, 忽略了根系在生长发育后期对籽粒形成的贡献。本文分析了苗期根系性状归一化后的抗旱系数与产量性状的关系, 发现最大根长(MRL)、总根长(TRL)、根体积(RV)和根生物量(RFW 和 RDW)的抗旱特性与雨养下千粒重和产量呈显著正相关, 且最大根长(MRL)和根生物量(RFW 和 RDW)与成株期抗旱性显著正相关, 可以将苗期最大根长、根生物量等作为旱地育种中筛选抗性和产量的早期指示指标。目前应用单株产量进行了研究, 生产条件下群体产量与稀播下个体产量有时存在差异, 对筛选指标的效应会造成偏差, 随着人们对个体-群体及个体竞争对产量形成影响机制的认识, 这种偏差将会更好的解决。

3.3 山西小麦根系变化揭示半干旱地区根系演变趋势

小麦农艺性状演变规律研究历来备受重视。自 20 世纪 40 年代以来, 在全国范围内实现了 6~9 次小麦品种更换, 每次品种更换不仅产量有了很大提高, 而且品种综合性状也会改善。目前不同省份关于株高、叶片、抽穗期、产量和品质等性状的演变规律已较为清楚, 根系是小麦地上部分的根本, 其形态和生理特征的研究较为欠缺, 关于根系演变趋势和特点尚有不同看法。Zhu 等^[29]选择中国西北地区广泛种植的 8 个品种, 证明现代品种的根系比早期品种窄, 具有扎根深和横向分

布少的特点。张荣等^[30]研究黄土高原 5 个春麦品种的演变趋势是根系不断减小。田中伟等^[31]利用 5 个品种研究了长江中下游地区根系更替, 发现根系总根长、表面积和根体积显著增大。不同研究结论存在差异, 一是利用的材料份数少导致偶然性过大, 另一方面是采用长江中下游麦区和西南麦区的小麦品种, 这些地区水分充足, 无法客观反映根系对水分胁迫响应。

本文采用可代表半干旱地区的山西小麦为材料, 系统研究了苗期根系的演变趋势, 发现苗期最大根长随年代略降低, 而最大根长的生理抗旱性却一直增加; 苗期总根长、根表面积、根体积和根生物量等性状随年代基本表现出先增后降趋势, 但根系性状的抗旱系数则表现为先降后升, 以 20 世纪 80 年代和 90 年代的品种性状值最大。可能是 90 年代以前品种改良主要以提高根系生物量, 增加水肥吸收, 进而提高产量, 在这个过程中忽略了品种生理抗旱性; 而 90 年代后产量和地下生物量达到一定平衡, 产量的提高依赖地下根系冗余减少、构型优化、水肥利用效率和抗旱性的提高。根冠比过大会影响地上部生物学产量和经济产量的形成, 造成根系冗余, 因此适宜的根系将会是半干旱区小麦育种的重要指标, 这与 Sun 等^[14]提出的干旱与半干旱地区小麦根系的生态预测一致。可见在今后干旱与半干旱地区的品种选育过程中应人为调控根系的大小, 通过提高水肥利用率培育抗旱节水的优良品种, 从而促进小麦抗旱节水的遗传改良。

4 结论

山西小麦苗期根系性状多样性丰富, 总根长、根表面积、根体积、平均根数及根生物量随年代表现出明显的先增后降现象, 各性状抗旱系数整体上呈先降后增的趋势。干旱胁迫抑制了小麦苗期根系生长, 不同根系性状对旱胁迫的响应存在差异, 总根长对水分胁迫最敏感, 其次为根体积、根表面积和根生物量, 最大根长和平均根数敏感性最低。最大根长和根生物量与雨养条件下成株期产量和抗性显著相关, 可作为旱地育种中抗旱高产优异种质的早期筛选指标。

致谢: 在材料征集的过程中得到了山西省农业科学院柴永峰、任杰成、张晓军、张东旭、闫金龙、卜斌和任永康等老师, 以及中国农业科学院作物科学研究所景蕊莲研究员的大力协助, 谨致热忱!

References

- [1] Manschadi A M, Christopher J, Devoil P, Hammer G L. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct Plant Biol*, 2006, 33: 823–837.
- [2] Berry P M, Sylvester-Bradly R, Berry S. Ideotype design for lodging-resistant wheat. *Euphytica*, 2007, 154: 165–179.
- [3] Atkinson J A, Wingen L U, Griffiths M, Pound M P, Gaju O, Foulkes M J, Gouis J L, Griffiths S, Bennett M J, King J, Wells D M. Phenotyping pipeline reveals major seedling root growth QTL in hexaploid wheat. *J Exp Bot*, 2015, 66: 2283–2292.
- [4] Veronica M R, Jorge B V, Luis L B, Rafael J L B. Monitoring wheat root development in a rainfed vertisol: tillage effect. *Eur J Agron*, 2010, 33: 182–187.
- [5] Ibrahim S E, Schubert A, Pillen K, Léon J. QTL analysis of drought tolerance for seedling root morphological traits in an advanced backcross population of spring wheat. *Int J Agric Sci*, 2012, 2: 619–629.
- [6] Placido D F, Campbell M T, Folsom J J, Cui X, Kruger G R, Stephen B P, Walia H. Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat. *Plant Physiol*, 2013, 161: 1806–1819.
- [7] Feng S W, Gu S B, Zhang H B, Wang D. Root vertical distribution is important to improve water use efficiency and grain yield of wheat. *Field Crops Res*, 2017, 214: 131–141.
- [8] Zobel R W, Wright S F. Primary and secondary root systems. In: Roots and Soil Management: Interactions between Roots and the Soil. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, 2005. pp 3–14.
- [9] Cane M A, Maccaferri M, Nazemi G, Salvi S, Francia R, Collalonga C, Roberto T. Association mapping for root architectural traits in durum wheat seedlings as related to agronomic performance. *Mol Breed*, 2014, 34: 1629–1645.
- [10] Liu X L, Li R Z, Chang X P, Jing R L. Mapping QTLs for seedling root traits in a doubled haploid wheat population under different water regimes. *Euphytica*, 2013, 189: 51–66.
- [11] Kabir M R, Liu G, Guan P F, Wang F, Khan A A, Ni Z F, Yao Y Y, Hu Z R, Xin M M, Peng H R, Sun Q X. Mapping QTLs associated with root traits using two different populations in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2015, 206: 175–190.
- [12] Xie Q, Fernando K M C, Mayes S, Sparkes D L. Identifying seedling root architectural traits associated with yield and yield components in wheat. *Ann Bot*, 2017, 119: 1115–1129.
- [13] 苗青霞, 方燕, 陈应龙. 小麦根系特征对干旱胁迫的响应. *植物学报*, 2019, 54: 652–661.
Miao Q X, Fang Y, Chen Y L. Studies in the responses of wheat root traits to drought stress. *Chin Bull Bot*, 2019, 54: 652–661 (in Chinese with English abstract).
- [14] Sun Y Y, Zhang S Q, Chen W. Root traits of dryland winter wheat (*Triticum aestivum* L.) from the 1940s to the 2010s in Shaanxi province, China. *Sci Rep*, 2020, 10: 5328.
- [15] An D G, Su J Y, Liu Q Y, Zhu Y G, Tong Y P, Li J M, Jing R L, Li B, Li Z S. Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 2006, 284: 73–84.
- [16] Fan X L, Zhang W, Zhang N, Chen M, Zheng S S, Zhao C H, Han J, Liu J J, Zhang X L, Song L Q, Ji J, Liu X G, Ling H Q, Tong Y P, Cui F, Wang T, Li J M. Identification of QTL regions for seedling root traits and their effect on nitrogen use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 2677–2698.
- [17] Ayalew H, Ma X, Yan G. Screening wheat (*Triticum* spp.) genotypes for root length under contrasting water regimes: potential sources of variability for drought resistance breeding. *J Agron Crop Sci*, 2015, 201: 189–194.
- [18] Christopher J, Christopher M J, Jennings R, Jones S, Fletcher S, Borrell A, Manschadi A M, Jordan D, Mace E, Hammer G. QTL for root angle and number in a population developed from bread wheats (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 1563–1574.
- [19] Bai C H, Liang Y L, Hawkesford M J. Identification of QTLs associated with seedling root traits and their correlation with plant height in wheat. *J Exp Bot*, 2013, 64: 1745–1753.
- [20] Hamada A, Nitta M, Nasuda S, Kato K, Fujita M, Matsunaka H, Okumoto Y. Novel QTLs for growth angle of seminal roots in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 2012, 354: 395–405.
- [21] Cao P, Ren Y Z, Zhang K P, Teng W, Zhao X Q, Dong Z Y, Liu X, Qin H J, Li Z S, Wang D W, Tong Y P. Further genetic analysis of a major quantitative trait locus controlling root length and related traits in common wheat. *Mol Breed*, 2014, 33: 975–985.
- [22] 肖永贵, 路亚明, 闻伟锷, 陈新民, 夏先春, 王德森, 李思敏, 童依平, 何中虎. 小麦骨干亲本京411及衍生品种苗期根部性状的遗传. *中国农业科学*, 2014, 47: 2916–2926.
Xiao Y G, Lu Y M, Wen W E, Chen X M, Xia X C, Wang D S, Li S M, Tong Y P, He Z H. Genetic contribution of seedling root traits among elite wheat parent Jing 411 to its derivatives. *Sci Agric Sin*, 2014, 47: 2916–2926 (in Chinese with English abstract).
- [23] 景蕊莲, 昌小平, 朱志华, 胡荣海. 小麦幼苗根系形态与反复干旱存活率的关系. *西北植物学报*, 2002, 22: 243–249.
Jing R L, Chang X P, Zhu Z H, Hu R H. Relationship between root morphology of wheat (*T. aestivum*) and survival percentage under repeated drought condition. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2002, 22: 243–249 (in Chinese with English abstract).
- [24] 马富举, 李丹丹, 蔡剑, 姜东, 曹卫星, 戴廷波. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响. *应用生态学报*, 2012, 23: 724–730.
Ma F J, Li D D, Cai J, Jiang D, Cao W X, Dai T B. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23: 724–730 (in Chinese with English abstract).
- [25] Dhanda S S, Sethi G S, Behl R K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. *J Agron Crop Sci*, 2004, 190: 6–12.
- [26] Landjeva S, Neumann K, Lohwasser U, Börner A. Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biol Plant*, 2008, 52: 259–266.
- [27] 周晓果, 景蕊莲, 郝转芳, 昌小平, 张正斌. 小麦幼苗根系性状的QTL分析. *中国农业科学*, 2005, 38: 1951–1957.
Zhou X G, Jing R L, Hao Z F, Chang X P, Zhang Z B. Mapping QTL for seedling root traits in common wheat. *Sci Agric Sin*, 2005, 38: 1951–1957 (in Chinese with English abstract).

- [28] 胡雯媚, 王思宇, 樊高琼, 刘运军, 郑文, 王强生, 马宏亮. 西南麦区小麦品种苗期抗旱性鉴定及其指标筛选. *麦类作物学报*, 2016, 36: 182–193.
Hu W M, Wang S Y, Fan G Q, Liu Y J, Zheng W, Wang Q S, Ma H L. Analysis on the drought resistance and screening of drought resistance appraisal indexes of wheat cultivars in seedling stage in southwest area. *J Triticeae Crops*, 2016, 36: 182–189 (in Chinese with English abstract).
- [29] Zhu Y H, Weiner J, Yu M X, Li F M. Evolutionary agroecology: trends in root architecture during wheat breeding. *Evol Appl*, 2019, 12: 733–743.
- [30] 张荣, 张大勇. 半干旱区春小麦不同年代品种根系生长冗余的比较实验研究. *植物生态学报*, 2000, 24: 298–303.
Zhang R, Zhang D Y. A comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid area. *Chin J Plant Ecol*, 2000, 24: 298–303 (in Chinese with English abstract).
- [31] 田中伟, 樊永惠, 殷美, 王方瑞, 蔡剑, 姜东, 戴廷波. 长江中下游小麦品种根系改良特征及其与产量的关系. *作物学报*, 2015, 41: 613–622.
Tian Z W, Fan Y H, Yin M, Wang F R, Cai J, Jiang D, Dai T B. Genetic improvement of root growth and its relationship with grain yield of wheat cultivars in the middle-lower Yangtze river. *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 613–622 (in Chinese with English abstract).
- [32] 唐森, 王晓毅, 侯侃, 侯亮亮. 山西晋中小南庄墓地人骨的C、N稳定同位素:试析小麦在山西的推广. *人类学学报*, 2018, 37: 318–330.
Tang M, Wang X Y, Hou K, Hou L L. Carbon and nitrogen stable isotope of the human bones from the Xiaonanzhuang cemetery, Jinzhong, Shanxi: A preliminary study on the expansion of wheat in ancient Shanxi, China. *Acta Anthropol Sin*, 2018, 37: 318–330 (in Chinese with English abstract).
- [33] 赵佳佳, 乔玲, 郑兴卫, 李晓华, 曹勇, 马小飞, 杨斌, 姬虎太, 乔麟轶, 郑军, 张建诚. 山西小麦育成品种品质性状及HMW-GS组成演变分析. *植物遗传资源学报*, 2018, 19: 1126–1137.
Zhao J J, Qiao L, Zheng X W, Li X H, Cao Y, Ma X F, Yang B, Ji H T, Qiao L Y, Zheng J, Zhang J C. Variation of quality-related traits and HMW-GS of wheat varieties in Shanxi province. *J Plant Genet Resour*, 2018, 19: 1126–1137 (in Chinese with English abstract).
- [34] 吕学莲, 白海波, 惠建, 田小燕, 杨宸刚, 马斯霜, 蔡正云, 李树华. 糜粳稻杂交衍生RIL系的苗期抗旱性评价. *植物遗传资源学报*, 2019, 20: 556–563
Lyu X L, Bai H B, Hui J, Tian X Y, Yang C G, Ma S S, Cai Z Y, Li SH. Evaluation of seedling drought resistance of RIL derived from *indica* rice and *japonica* rice. *J Plant Genet Resour*, 2019, 20: 556–563 (in Chinese with English abstract).
- [35] Ming D F, Pei Z F, Naeem M S, Gong H J, Zhou W J. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *J Agron Crop Sci*, 2012, 198: 14–26.
- [36] Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 4–10.
- [37] 慕自新, 张岁岐, 梁爱华, 梁宗锁. 玉米整株根系水导与其表型抗旱性的关系. *作物学报*, 2005, 31: 203–208.
Mu Z X, Zhang S Q, Liang A H, Liang Z S. Relationship between maize root hydraulic conductivity and drought resistance. *Acta Agron Sin*, 2005, 31: 203–208 (in Chinese with English abstract).
- [38] 王贺正, 李艳, 马均, 张荣萍, 李旭毅, 汪仁全. 水稻苗期抗旱性指标的筛选. *作物学报*, 2007, 33: 1523–1529.
Wang H Z, Li Y, Ma J, Zhang R P, Li X Y, Wang R Q. Screening indexes of drought resistance during seedling stage in rice. *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 1523–1529 (in Chinese with English abstract).
- [39] 赵言文, 丁艳锋, 陈留根, 黄丕生. 水稻旱育秧苗抗旱生理特性研究. *中国农业科学*, 2001, 34: 283–291.
Zhao Y W, Ding Y F, Chen L G, Huang P S. Physiological characteristics of drought resistance of rice dry nursery seedlings. *Sci Agric Sin*, 2001, 34: 283–291 (in Chinese with English abstract).
- [40] Liao M, Fillery I, Palta J. Early vigorous growth is a major factor influencing nitrogen uptake in wheat. *Funct Plant Biol*, 2004, 31: 121–129.
- [41] 陈成升, 谢志霞, 刘小京. 旱盐互作对冬小麦幼苗生长及其抗逆生理特性的影响. *应用生态学报*, 2009, 20: 811–816.
Chen C S, Xie Z X, Liu X J. Interactive effects of drought and salt stresses on winter wheat seedling growth and physiological characteristics of stress resistance. *Chin J Appl Ecol*, 2009, 20: 811–816 (in Chinese with English abstract).
- [42] 魏道智, 宁书菊, 林文雄. 小麦根系活力变化与叶片衰老的研究. *应用生态学报*, 2004, 15: 1565–1569.
Wei D Z, Ning S J, Lin W X. Relationship between wheat root activity and leaf senescence. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15: 1565–1569 (in Chinese with English abstract).
- [43] Sandhu N, Subedi S R, Singh V K, Sinha P, Kumar S, Singh S P, Ghimire S K, Pandey M, Yadaw R B, Varshney R K, Kumar A. Deciphering the genetic basis of root morphology, nutrient uptake, yield, and yield-related traits in rice under dry direct-seeded cultivation systems. *Sci Rep*, 2019, 9: 9334.
- [44] 李龙, 毛新国, 王景一, 昌小平, 柳玉平, 景蕊莲. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价. *作物学报*, 2018, 44: 988–999.
Li L, Mao X G, Wang J Y, Chang X P, Liu Y P, Jing R L. Drought tolerance evaluation of wheat germplasm resources. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 988–999 (in Chinese with English abstract).

附表1 山西小麦品种(系)及其审定年限

Table S1 Wheat cultivars bred in Shanxi province and the approval of the year

编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type	编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type
1	晋麦1号 Jinmai 1	1973	旱 DC	121	晋麦88 Jinmai 88	2009	旱 DC
2	晋麦5号 Jinmai 5	1973	旱 DC	122	山农129 Shannong 129	2009	水 IC
3	晋春3号 Jinchun 3	1974	旱 DC	123	太13606 Tai 13606	2009	水 IC
4	晋麦11 Jinmai 11	1980	水 IC	124	长麦5973 Changmai 5973	2009	水 IC
5	晋麦12 Jinmai 12	1980	水 IC	125	长5222 Chang 5222	2009	水 IC
6	晋麦13 Jinmai 13	1980	旱 DC	126	晋麦88 Jinmai 88	2009	旱 DC
7	晋麦16 Jinmai 16	1982	旱 DC	127	NC206	2009	水 IC
8	晋麦17 Jinmai 17	1982	旱 DC	128	临Y7287 Lin Y7287	2009	水 IC
9	晋麦18 Jinmai 18	1983	水 IC	129	晋春16 Jinchun 16	2009	水 IC
10	晋麦19 Jinmai 19	1983	水 IC	130	长麦6135 Changmai 6135	2010	水 IC
11	晋麦20 Jinmai 20	1984	水 IC	131	临远8号 Linyuan 8	2010	水 IC
12	晋麦21 Jinmai 21	1985	水 IC	132	长麦251 Changmai 251	2011	水 IC
13	晋麦22 Jinmai 22	1985	旱 DC	133	长8744 Chang 8744	2011	旱 DC
14	晋麦23 Jinmai 23	1985	水 IC	134	晋麦90 Jinmai 90	2011	旱 DC
15	晋麦24 Jinmai 24	1987	水 IC	135	晋麦91 Jinmai 91	2011	旱 DC
16	晋麦25 Jinmai 25	1988	水 IC	136	运旱805 Yunhan 805	2011	旱 DC
17	晋麦9号 Jinmai 9	1988	水 IC	137	尧麦16 Yaomai 16	2011	水 IC
18	晋麦27 Jinmai 27	1989	旱 DC	138	舜麦1718 Shunmai 1718	2011	水 IC
19	晋麦28 Jinmai 28	1989	旱 DC	139	晋麦92 Jinmai 92	2013	旱 DC
20	晋麦29 Jinmai 29	1989	旱 DC	140	晋太182 Jintai 182	2013	水 IC
21	晋麦30 Jinmai 30	1990	水 IC	141	长4853 Chang 4853	2013	旱 DC
22	晋麦31 Jinmai 31	1990	水 IC	142	晋麦94 Jinmai 94	2014	水 IC
23	晋麦32 Jinmai 32	1990	水 IC	143	晋麦95 Jinmai 95	2014	水 IC
24	晋麦33 Jinmai 33	1990	旱 DC	144	晋麦96 Jinmai 96	2014	水 IC
25	晋麦35 Jinmai 35	1990	水 IC	145	晋太102 Jintai 102	2014	水 IC
26	晋麦36 Jinmai 36	1991	旱 DC	146	晋麦97 Jinmai 97	2014	旱 DC
27	晋麦37 Jinmai 37	1991	水 IC	147	晋麦98 Jinmai 98	2014	旱 DC
28	晋麦38 Jinmai 38	1991	旱 DC	148	太春3473 Taichun 3473	2014	水 IC
29	晋麦39 Jinmai 39	1991	旱 DC	149	晋麦99 Jinmai 99	2015	旱 DC
30	晋麦40 Jinmai 40	1991	旱 DC	150	良星67 Liangxing 67	2016	水 IC
31	晋麦41 Jinmai 41	1992	水 IC	151	运旱137 Yunhan 137	2016	旱 DC
32	晋麦42 Jinmai 42	1992	旱 DC	152	太113 Tai 113	2016	水 IC
33	晋麦44 Jinmai 44	1992	旱 DC	153	晋作80 Jinzu 80	2016	水 IC
34	晋麦43 Jinmai 43	1992	旱 DC	154	晋太114 Jintai 114	2016	水 IC
35	晋麦45 Jinmai 45	1993	水 IC	155	长6794 Chang 6794	2016	水 IC
36	晋麦46 Jinmai 46	1994	旱 DC	156	晋太1310 Jintai 1310	2016	旱 DC
37	晋麦47 Jinmai 47	1995	旱 DC	157	长6990 Chang 6990	2016	旱 DC
38	晋麦48 Jinmai 48	1995	水 IC	158	中麦247 Zhongmai 247	2016	水 IC
39	晋麦49 Jinmai 49	1996	水 IC	159	润麦2号 Runmai 2	2016	旱 DC
40	晋麦50 Jinmai 50	1996	旱 DC	160	长6197 Chang 6197	2017	旱 DC
41	晋麦51 Jinmai 51	1996	旱 DC	161	长7080 Chang 7080	2017	旱 DC
42	晋麦52 Jinmai 52	1996	水 IC	162	临Y8161 Lin Y8161	2017	旱 DC
43	晋麦53 Jinmai 53	1996	水、旱 IC, DC	163	晋太141 Jintai 141	2017	旱 DC
44	晋春13 Jinchun 13	1996	水 IC	164	晋太146 Jintai 146	2017	水 IC

(续附表 1)

编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type	编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type
45	晋麦 54 Jinmai 54	1997	旱 DC	165	太 412 Tai 412	2017	水 IC
46	黑小麦 76 Hexiaomai 76	1997	水 IC	166	石农 086 Shinong 086	2017	水 IC
47	晋麦 56 Jinmai 56	1998	旱 DC	167	翔麦 23 Xiangmai 23	2017	水 IC
48	晋麦 57 Jinmai 57	1998	旱 DC	168	运旱 139-2 Yunhan 139-2	2017	旱 DC
49	晋麦 58 Jinmai 58	1998	水 IC	169	翔麦 8156 Xiangmai 8156	2017	旱 DC
50	晋麦 59 Jinmai 59	1998	旱 DC	170	晋麦 104 Jinmai 104	2017	旱 DC
51	晋麦 60 Jinmai 60	1999	旱 DC	171	晋春 17 Jinchun 17	2017	水 IC
52	晋麦 61 Jinmai 61	1999	旱 DC	172	鲁科 298 Luke 298	2018	水 IC
53	晋麦 62 Jinmai 62	1999	水 IC	173	太 1305 Tai 1305	2018	旱 DC
54	晋麦 63 Jinmai 63	1999	旱 DC	174	运 14 观 74 Yun 14 guan 74	2018	水 IC
55	晋春 14 Jinchun 14	1999	水 IC	175	晋麦 101 Jinmai 101	2018	旱 DC
56	晋麦 65 Jinmai 65	2000	水 IC	176	晋麦 102 Jinmai 102	2018	旱 DC
57	晋麦 66 Jinmai 66	2000	水 IC	177	运旱 1512 Yunhan 1512	2018	旱 DC
58	晋麦 67 Jinmai 67	2000	水 IC	178	临旱 9 号 Linhan 9	2018	旱 DC
59	晋麦 68 Jinmai 68	2000	旱 DC	179	沃麦 323 Womai 323	2018	旱 DC
60	晋麦 70 Jinmai 70	2001	旱 DC	180	金麦 919 Jinmai 9191	2018	旱 DC
61	晋麦 71 Jinmai 71	2001	水 IC	181	长 6789 Chang 6789	2018	水 IC
62	晋麦 72 Jinmai 72	2001	水 IC	182	运旱 1411-2 Yunhan 1411-2	2018	旱 DC
63	晋麦 73 Jinmai 73	2002	旱 DC	183	太麦 101 Taimai 101	2018	水 IC
64	晋麦 74 Jinmai 74	2002	水 IC	184	晋太 1510 Jintai 1510	2018	旱 DC
65	晋麦 75 Jinmai 75	2002	水 IC	185	长麦 3897 Changmai 3897	2018	旱 DC
66	临汾 615 Linfen 615	2002	水 IC	186	运黑 14207 Yunhei 14207	2018	水 IC
67	运引 1 号 Yunyin 1	2002	水 IC	187	运黑 161 Yunhei 161	2018	水 IC
68	晋农 207 Jinnong 207	2002	水 IC	188	运糯 32 Yunnuo 32	2018	水 IC
69	中旱 110 Zhonghan 110	2002	旱 DC	189	临 7006 Lin 7006	2018	水 IC
70	长 6878 Chang 6878	2002	旱 DC	190	临 Y8012 Lin Y8012	2018	水 IC
71	晋太 170 Jintai 170	2002	旱 DC	191	中麦 110 Zhongmai 110	2019	水 IC
72	长治 5608 Changzhi 5608	2002	旱 DC	192	龙麦 1 号 Longmai 1	2019	水 IC
73	临优 145 Linyou 145	2003	水 IC	193	晋麦 105 Jinmai 105	2019	旱 DC
74	临汾 138 Linfen 138	2003	水 IC	194	ZM148	2019	水 IC
75	长 6154 Chang 6154	2003	旱 DC	195	长 5638 Chang 5638	2019	水 IC
76	河东 TX-006 Hedong TX-006	2003	旱 DC	196	晋太 1508 Jintai 1508	2019	水 IC
77	晋太 65 Jintai 65	2003	水 IC	197	太麦 103 Taimai 103	2019	水 IC
78	运旱 21-30 Yunhan 21-30	2003	旱 DC	198	临研 151 Linyan 151	2019	水 IC
79	临丰 3 号 Linfeng 3	2004	旱 DC	199	气死风 Qisifeng	—	地方种 Landrace
80	临远 3158 Linyuan 3158	2004	水 IC	200	红和尚 Hongheshang	—	地方种 Landrace
81	临抗 11 Linkang 11	2004	旱 DC	201	西安麦 Xianmai	—	地方种 Landrace
82	泽优 2 号 Zeyou 2	2004	旱 DC	202	笨麦 Benmai	—	地方种 Landrace
83	冬黑 1 号 Donghei 1	2004	水 IC	203	白壳红 Baikehong	—	地方种 Landrace
84	运黑 28 Yunhei 28	2004	水 IC	204	红水麦 Hongshuimai	—	地方种 Landrace
85	冬黑 10 号 Donghei 10	2004	旱 DC	205	金裹银 Jingyuoin	—	地方种 Landrace
86	运麦 2064 Yunmai 2064	2004	水 IC	206	游白兰 Youbailan	—	地方种 Landrace
87	吕旱 1608 Lyuhan 1608	2004	旱 DC	207	白线麦 Baixianmai	—	地方种 Landrace
88	晋春 15 Jinchun 15	2004	水 IC	208	白梗茬 Baigengcha	—	地方种 Landrace

(续附表1)

编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type	编号 No.	品种 Variety	年份 Year	类型 Type
89	临优 2018 Linyou 2018	2005	水 IC	209	新城雪里梅 Xinchengxuelimei	—	地方种 Landrace
90	临优 2069 Linyou 2069	2005	水 IC	210	白山麦 Baishanmai	—	地方种 Landrace
91	运旱 2335 Yunhan 2335	2005	旱 DC	211	白火麦 Baihuomai	—	地方种 Landrace
92	长 6359 Chang 6359	2005	旱 DC	212	白三月黄 Baisanyuehuang	—	地方种 Landrace
93	长麦 5079 Changmai 5079	2005	旱 DC	213	大白麦 Dabaimai	—	地方种 Landrace
94	长 6452 Chang 6452	2005	水 IC	214	小红皮 Xiaohongpi	—	地方种 Landrace
95	长 4640 Chang 4640	2005	旱 DC	215	牛趾甲(离石) Niuzhijia (Lishi)	—	地方种 Landrace
96	汾黑麦 1831 Fenheimai 1831	2005	旱 DC	216	红粒麦 Honglimai	—	地方种 Landrace
97	晋麦 78 Jinmai 78	2006	旱 DC	217	绛州红 Jiangzhouhong	—	地方种 Landrace
98	晋麦 79 Jinmai 79	2006	旱 DC	218	假红麦 Jiahongmai	—	地方种 Landrace
99	晋麦 80 Jinmai 80	2006	旱 DC	219	牛趾甲(中阳) Niuzhijia (Zhongyang)	—	地方种 Landrace
100	晋麦 81 Jinmai 81	2006	旱 DC	220	四月黄 Siyuehuang	—	地方种 Landrace
101	汾 4846 Fen 4846	2006	水 IC	221	三月黄 Sanyuehuang	—	地方种 Landrace
102	汾 4439 Fen 4439	2006	水 IC	222	白芒糙 Baimangcao	—	地方种 Landrace
103	临旱 6 号 Linhan 6	2006	旱 DC	223	有芒大红茎 Youmangdahongjing	—	地方种 Landrace
104	运麦 218 Yunmai 218	2006	水 IC	224	竹秆青 Zhuganqing	—	地方种 Landrace
105	晋麦 82 Jinmai 82	2007	水 IC	225	红秃麦(屯留) Hongtumai (Tunliu)	—	地方种 Landrace
106	临汾 8050 Linfen 8050	2007	水 IC	226	白秃麦(屯留) Baitumai (Tunliu)	—	地方种 Landrace
107	晋麦 83 Jinmai 83	2007	水 IC	227	白秃麦(吉县) Baitumai (Jixian)	—	地方种 Landrace
108	临汾 6510 Linfen 6510	2007	水 IC	228	红秃麦(吉县) Hongtumai (Jixian)	—	地方种 Landrace
109	运旱 20410 Yunmai 20410	2007	旱 DC	229	红蚰麦 Hongyoumai	—	地方种 Landrace
110	长麦 6686 Changmai 6686	2007	水 IC	230	红皮冬麦 Hongpidongmai	—	地方种 Landrace
111	长 7016 Chang 7016	2007	旱 DC	231	白山疙瘩 Baishangeda	—	地方种 Landrace
112	中麦 175 Zhongmai 175	2007	水 IC	232	红叶蚰 Hongyeyou	—	地方种 Landrace
113	晋麦 84 Jinmai 84	2008	水 IC	233	玉兰麦 Yulanmai	—	地方种 Landrace
114	晋麦 85 Jinmai 85	2008	旱 DC	234	紫麦 Zimai	—	地方种 Landrace
115	晋太 9923 Jintai 9923	2008	水 IC	235	大同小麦 Datongxiaomai	—	地方种 Landrace
116	晋麦 86 Jinmai 86	2008	水 IC	236	齐穗麦 Qisuimai	—	地方种 Landrace
117	太 5902 Tai 5902	2008	水 IC	237	大红麦 Dahongmai	—	地方种 Landrace
118	长麦 6135 Changmai 6135	2008	旱 DC	238	火烧头 Huoshaotou	—	地方种 Landrace
119	晋麦 87 Jinmai 87	2009	旱 DC	239	定兴寨小麦 Dingxingzhaixiaomai	—	地方种 Landrace
120	运旱 719 Yunhan 719	2009	旱 DC				

IC: irrigated cultivar; DC: dryland cultivar.